

**О ПРИЧИНАХ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ НЕОДНОРОДНОСТИ СИГА-ПЫЖЬЯНА  
*COREGONUS LAVARETUS PIDSCHIAN* РЕКИ АНАБАР**© Д.С. Сендек<sup>1</sup>, Е.В. Иванов<sup>2</sup><sup>1</sup>ФГБНУ «Государственный научно-исследовательский институт озерного и речного рыбного хозяйства», Санкт-Петербург;  
<sup>2</sup>ФГАОУ ВПО «Научно-исследовательский институт прикладной экологии Севера» Северо-Восточного федерального университета им. М.К. Аммосова, ЯкутскДля цитирования: Сендек Д.С., Иванов Е.В. О причинах генетической неоднородности сига-пыжьяна *Coregonus lavaretus pidschian* реки Анабар // Экологическая генетика. — 2017. — Т. 15. — № 3. — С. 20–26. doi: 10.17816/ecogen15320-26.

Поступила в редакцию: 22.12.2016

Принята к печати: 15.07.2017

✿ В результате популяционно-генетического исследования сига-пыжьяна *Coregonus lavaretus pidschian* Gmelin (р. Анабар) по 30 изоферментным локусам была обнаружена значительная генетическая неоднородность вида из разных участков реки. Наиболее вероятной причиной выявленной генетической дифференциации представляется заселение водотока независимыми филогенетическими линиями сига. В настоящее время филогенетические линии в р. Анабар сохраняют свою репродуктивную изоляцию и представлены симпатрически обитающими экологическими формами — восточносибирским и ледниково-равнинным сигами. Обсуждаются родственные отношения экологических форм сига р. Анабар с другими популяциями вида в Сибири и вероятные пути колонизации реки дискретными филогенетическими линиями сига.

✿ **Ключевые слова:** сиг-пыжьян; река Анабар; генетический полиморфизм; филогенетическая линия.

**THE REASONS OF GENETIC HETEROGENEITY OF SIBERIAN WHITEFISH  
*COREGONUS LAVARETUS PIDSCHIAN* IN THE ANABAR RIVER**© D.S. Sendek<sup>1</sup>, Ye.V. Ivanov<sup>2</sup><sup>1</sup>State Research Institute of Lake and river Fishery, Saint Petersburg, Russia;  
<sup>2</sup>Institute for Applied Ecology of North, Yakutsk, RussiaFor citation: Sendek DS, Ivanov YeV. The reasons of genetic heterogeneity of Siberian whitefish *Coregonus lavaretus pidschian* in the Anabar river. *Ecological genetics*. 2017;15(3):20-26. doi: 10.17816/ecogen15320-26.

Received: 22.12.2016

Accepted: 15.07.2017

✿ **Background.** A population genetic study of Siberian whitefish or pidschian *Coregonus lavaretus pidschian* Gmelin of the Anabar River (North-West Yakutia) has been done to study genetic structure of the species within a river system and for revealing its phylogeographic relations. **Materials and Methods.** Five samples of pidschian from different parts of the river were analyzed for 30 isozyme loci. **Results and Discussion.** The results has demonstrated a significant genetic heterogeneity of the species sampled from lower and middle reaches of the river ( $0.001 < D_N < 0.056$ ). The most likely reason for genetic differentiation of the species within the river system is a colonization of the watershed by independent phylogenetic lineages of whitefish. At present the phylogenetic lineages in Anabar River are presented by sympatric ecological forms of the species — eastern-siberian whitefish and glacial-plains whitefish — which maintain their reproductive isolation. The relationships of ecological forms of whitefish dwelling the Anabar River with other populations of the species in Siberia, and possible ways of penetration of discrete phylogenetic lineages of pidschian in the basin of studied river are discussed. **Conclusions.** A genetic heterogeneity of whitefish from Anabar River should be taken into account while creating adequate intraspecific taxonomy and considered in conducting fisheries and environmental measures.

✿ **Keywords:** pidschian; Anabar River; genetic polymorphism; phylogenetic lineage.

**ВВЕДЕНИЕ**

В крупных реках Западной и Восточной Сибири циркулярно распространенный обыкновенный сиг *Coregonus lavaretus* L. представлен подвидом *C. l. pidschian* Gmelin — сигом-пыжьяном, который вместе с другими представителями семейства сиговых рыб Coregonidae составляет основу рыбного населения водоемов севера Сибири и является объектом интенсивного промысла в субарктических районах. На протяжении своего ареала в Сибири сиг-пыжьян демонстрирует существенную

вариабельность по биологическим, экологическим, морфологическим признакам, что послужило причиной его всестороннего изучения [1–3], в том числе с целью создания адекватной внутривидовой систематики. При этом в отечественной таксономии сиговых рыб до сих пор преобладает фенетический подход, в связи с чем, в частности, считается правильным говорить о специализированных экологических формах в пределах широко расселенных географических подвидов сига [3, 4].

В последние десятилетия в филогеографических исследованиях сига-пыжьяна все чаще стали исполь-

зываются популяционно-генетические методы, которые позволяют уточнить родственные связи между отдельными экологическими формами и/или таксонами, определить предполагаемые источники их происхождения и выявить эволюционные факторы, способствующие становлению. Так, глубокая генетическая дифференциация между экологическими формами пыжьяна из водоемов верховьев рек Оби и Енисея, с одной стороны, и субарктическими популяциями из нижних течений обеих рек — с другой, объясняется происхождением первого пула популяций от южносибирской линии сигов, отличного от ледовитоморской линии вида, преимущественно представленной в недавно возникших популяциях севера [5]. Выборки пыжьяна из верховьев и низовьев еще одной сибирской реки, Колымы, оказались относительно однородны по большинству генетических показателей, что предполагает единый источник происхождения вида в данной реке, несмотря на ее большую протяженность [6]. Вопреки значительной гибридной, по крайней мере двух независимых филогенетических линий сига, отмеченной для низовья р. Печора, выборка из верховьев реки сохраняет большее генетическое сходство с линией сига, эволюционно связанной с приледниковым озером Коми, располагавшимся в Восточной Европе к западу от Урала 90–60 тыс. лет назад [7]. Установлено, что основой существенной репродуктивной изоляции симпатрических форм сига в р. Анадырь является вторичный контакт дискретных филогенетических линий вида *C. lavaretus*

в Беренгии в четвертичное время, а для так называемой баунтовской «ряпушки» из Забайкалья доказано гибридное происхождение таксона в результате межвидовой гибридной с участием ряпушки и сига [8, 9].

Вновь полученные генетические данные восполняют пробелы в таксономии полиморфного вида, составляют основу для сохранения биоразнообразия этого активно используемого человеком природного ресурса, а также способствуют более четкому определению единиц рыбохозяйственного управления. Проведение подобных исследований особенно актуально для удаленных, малонаселенных районов Сибири, где по объективным причинам инвентаризация ихтиофауны до сих пор затруднена.

Настоящая работа посвящена исследованию популяционно-генетической структуры сига-пыжьяна системы р. Анабар, расположенной в труднодоступном районе северо-запада Якутии вблизи границы с Красноярским краем.

#### МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

С целью изучения популяционно-генетической структуры сига-пыжьяна *C. l. pidschian* из р. Анабар (бассейн моря Лаптевых) было проанализировано 5 выборок вида, добытых на разных участках речной системы (включая Анабарский залив) в 2013 и 2015 гг.: мыс Хорго ( $N = 13$ ), р. Уэле ( $N = 30$ ), р. Суолема ( $N = 32$ ), р. Поропуон ( $N = 10$ ), р. Маят ( $N = 26$ ) (рис. 1).



Рис. 1. Места взятия проб сига в бассейне р. Анабар и Анабарском заливе:

1. Мыс Хорго — N 73029'58 E 113031'20;
2. р. Уэле — N 73015'22 E 114017'39;
3. р. Суолема — N 73013'32 E 113028'19;
4. р. Поропуон — N 72049'21 E 113015'58;
5. р. Маят — N 71019'57 E 113050'31

Fig. 1. Sampling sites of pidschian in the Anabar River and Anabar Bay:

1. Khorgo Cap — N 73029'58 E 113031'20;
2. Uele River — N 73015'22 E 114017'39;
3. Suolema River — N 73013'32 E 113028'19;
4. Poropuon River — N 72049'21 E 113015'58;
5. Mayat River — N 71019'57 E 113050'31

На данных участках водотока течение реки характеризуется отсутствием водопадов, порогов и перекатов, что не ограничивает миграции такого вида рыб, как сиг. Согласно имеющимся сведениям в бассейне реки обитают две экологические формы обыкновенного сига, номинально относящиеся к сибирскому сигу-пыжьяну, — восточносибирский сиг *C. l. pidschian patio brachymystax* Smitt и ледниково-равнинный сиг *C. l. pidschian patio glacialis* Kirillov [1, 10]. Их ареалы перекрываются в нижнем течении реки, где эти две формы обитают симпатрически и ведут себя как биологические виды [11]. При отловах идентификация сигов по биологическим признакам не проводилась, поэтому в наши сборы из низовья реки могли попасть рыбы из смешанного стада, относящиеся к обеим экологическим формам.

Методом электрофореза в полиакриламидном геле было изучено 30 локусов, контролирующих 13 ферментных систем. Визуализация экспрессии исследованных локусов осуществлялась в препаратах, приготовленных из мышц и печени рыб. Биохимические исследования проб выполнялись в соответствии с методами, изложенными в работах D.S. Sendek [6, 12]. Статистическая обработка результатов проводилась с использованием компьютерной программы BIOSYS-2 [13]: вычислялись стандартные значения генетической варибельности — доля полиморфных локусов ( $P$ , 99 % критерий) и средняя теоретически ожидаемая гетерозиготность ( $H_{exp}$ ); межпопуляционные сравнения выполнялись по частотам аллелей полиморфных локусов с применением критерия  $\chi^2$  с поправкой на малую численность ряда исследованных выборок [14], а также путем вычисления генетических расстояний между выборками [15] и степени генетического обмена между ними по индексу  $F_{ST}$  [16]. Также с использованием критерия  $\chi^2$  было проанализировано соответствие наблюдаемых генотипических частот изученных выборок теоретически ожидаемым в соответствии с соотношением Харди — Вайнберга — Кастанла.

Для проведения филогеографических сопоставлений сига-пыжьяна р. Анабар с другими популяциями вида на ареале использованы аллозимные данные из ранее опубликованных работ [6, 12].

## РЕЗУЛЬТАТЫ

При исследовании выборок сига из р. Анабар и Анабарского залива генетическая варибельность не была установлена по следующим локусам: *sAAT-1\**, *sAAT-2\**, *CK-A2\**, *ESTD\**, *GPI-A1\**, *GPI-A2\**, *GPI-B1\**, *GPI-B2\**, *IDDH-1\**, *LDH-A1\**, *LDH-B1\**, *LDH-B2\**, *MDH-A2\**, *MDH-B2\**, *sMEP-4\**, *PGDH\**, *sSOD\**, *mSOD\**. Частоты аллелей выявленных нами 12 полиморфных локусов в пяти исследованных выборках из р. Анабар представлены в таблице 1. Здесь же приведены частоты аллелей полиморфных локусов для популяций пыжьяна из рек Обь, Индигирка и Колыма из ранее опубликованных работ [6, 12].

Статистически значимый вклад в дифференциацию между выборками по аллельным частотам внесли следующие локусы: *CK-A1\** ( $p < 0,0001$ ), *G3PDH-2\** ( $p = 0,0058$ ), *IDDH-2\** ( $p < 0,0001$ ), *sIDHP-4\** ( $p = 0,0040$ ), *LDH-A2\** ( $p = 0,0380$ ), *PGM-3\** ( $p = 0,0019$ ). Неравновесность генотипических частот в выборках была установлена для трех полиморфных локусов: *CK-A1\** — р. Поропуон ( $p = 0,0009$ ), р. Суолема ( $p < 0,0001$ ), р. Уэле ( $p < 0,0001$ ), мыс Хорго ( $p = 0,0002$ ); *IDDH-2\** — р. Суолема ( $p < 0,0001$ ), р. Уэле ( $p < 0,0001$ ); *sIDHP-3\** ( $p < 0,0001$ ) — р. Уэле. Минимальными величинами уровня полиморфизма и средней теоретически ожидаемой гетерозиготности характеризовались выборки из района устья р. Маят ( $P = 16,7\%$  и  $H_{exp} = 0,054$ ) и устья р. Поропуон ( $P = 20,0\%$  и  $H_{exp} = 0,059$ ), у трех наиболее близко расположенных к морю выборок аналогичные показатели оказались выше ( $P = 26,7–33,3\%$  и  $H_{exp} = 0,075–0,080$ ) (см. табл. 1). При этом следует отметить, что, поскольку количество выявленных полиморфных локусов положительно коррелирует с размером выборки, значения уровня полиморфизма для малочисленных выборок (мыс Хорго, р. Поропуон) следует принимать с осторожностью. В случаях нерепрезентативных выборок индекс средней теоретически ожидаемой гетерозиготности является более адекватным показателем генетической изменчивости.

Генетически наиболее обособленными оказались выборка из среднего течения реки (район устья р. Маят), с одной стороны, и 4 выборки из нижнего течения реки (включая Анабарский залив) — с другой: усредненное генетическое расстояние между ними ( $D_N$ ) составило 0,045 при значениях индексов фиксации  $0,140 < F_{ST} < 0,291$ . Среди четырех выборок из нижнего течения р. Анабар и Анабарского залива достоверные различия по частотам аллелей были найдены только по двум локусам из одиннадцати полиморфных — *IDDH-2\** ( $p = 0,0373$ ) и *PGM-3\** ( $p = 0,0360$ ), что обуславливает сравнительную генетическую однородность сига из нижних участков реки ( $0,001 < D_N < 0,024$ ,  $0,017 < F_{ST} < 0,092$ ). При этом три выборки из эстуарной части р. Анабар (мыс Хорго, р. Суолема, р. Уэле) оказались максимально близки между собой ( $0,001 < D_N < 0,004$ ,  $0,017 < F_{ST} < 0,032$ ) (табл. 2).

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В контексте результатов филогеографических исследований сига, ранее проведенных на его ареале в России, значительная генетическая неоднородность вида в пределах сравнительно небольшой речной системы р. Анабар ( $\max D_N = 0,056$ ) превосходит аналогичные показатели, полученные при межпопуляционных сопоставлениях субарктических пыжьянов на ареале от р. Обь до р. Колыма ( $\max D_N = 0,037$ ), что предпо-

Таблица 1

Частоты аллелей полиморфных локусов в популяциях сига-пыжьяна из бассейнов рек Анабар, Обь [12], Индигирка [6], Колыма [6]  
 Allele frequencies of polymorphic loci in pidschian populations of the river basins of Anabar, Ob [12], Indigirka [6], Kolyma [6]

Локусы / Популяции	Хорго (N = 13)	Уэле (N = 30)	Суолема (N = 32)	Поропуон (N = 10)	Маят (N = 26)	Обь* (N = 199)	Индигирка** (N = 20)	Колыма** (N = 50)
AAT-1*	A	A	A	A	A	A(0.99)d	A	A
CK-A1*	A(0.92)c	A(0.97)c	A(0.91)c	A(0.80)C	C	A	A	A
ESTD*	A	A	A	A	A	A	A	A(0.95)b
G3PDH-1*	A	A	A(0.98)d	A(0.95)c	A	A(0.98)d	A(0.98)d	A(0.97)d
G3PDH-2*	A(0.92)e	A(0.82)E	A(0.84)E	A	A	A(0.92)e	A	A
GPI-A1*	A	A	A	A	A	A(0.98)d	A	A
GPI-B1*	A	A	A	A	A	A(0.98)b	A	A(0.98)f
IDDH-2*	A(0.64)C	A(0.82)C	A(0.73)Cdf	C	C(0.80)D	A(0.76)C	A(0.57)CFh	A(0.72)CFh
sIDHP-3*	A	A(0.96)b	A	A	A	A	A	A
sIDHP-4*	A(0.71)bC	A(0.86)C	A(0.72)bCf	A(0.92)c	A(0.82)C	A(0.97)b	A(0.88)bc	A(0.89)c
LDH-A1*	A	A	A	A	A	A(0.98)b	A(0.93)f	A(0.95)f
LDH-A2*	A	A	A	A(0.95)e	A	A	A	A
MDH-A1*	A(0.96)f	A(0.98)f	A	A	A(0.98)f	A	A(0.98)f	A
MDH-B1*	A(0.88)bf	A(0.92)bf	A(0.95)b	A	A	A	A(0.98)c	A(0.99)c
MEP-3*	AC(0.54)	A(0.53)C	A(0.70)C	A(0.67)C	A(0.64)C	A(0.83)Bc	AC(0.68)	AC(0.67)
PGM-3*	A(0.83)B	A(0.52)B	A(0.66)B	A(0.50)B	A(0.56)B	AB(0.68)	A(0.95)b	A(0.96)b
PGM-4*	A	A(0.98)b	A(0.98)b	A	A	A	A	A
mSOD*	A	A	A	A	A	A	A	A(0.98)b
P (0,99)	26,7	33,3	30,0	20,0	16,7	33,3	33,3	36,7
H <sub>exp</sub>	0,078 (0,029)	0,075 (0,027)	0,080 (0,029)	0,059 (0,027)	0,054 (0,025)	0,066 (0,026)	0,074 (0,029)	0,065 (0,025)

Примечание: P — частота полиморфных локусов (%) (P; 99 % критерий); H<sub>exp</sub> — средняя теоретически ожидаемая гетерозиготность (H<sub>exp</sub>). Заглавные буквы обозначают аллели со средней частотой встречаемости p ≥ 0,1; строчные буквы использованы для обозначения аллелей со средней частотой p < 0,1. В скобках приведены частоты преобладающих аллелей; \* данные из работы Sendek, 2002; \*\* данные из работы Sendek et al., 2013

Таблица 2

Матрица генетических расстояний D<sub>N</sub> [12] (под диагональю) и уровни индекса фиксации FST [13] (над диагональю) между сравниваемыми популяциями сига-пыжьяна р. Анабар  
 Matrix of distance coefficient D<sub>N</sub> [12] (below diagonal) and the levels of FST [13] (above diagonal) for populations comparisons of pidschian within Anabar River

Популяции	Хорго	Уэле	Суолема	Поропуон	Маят
Хорго	—	0,032	0,021	0,092	0,263
Уэле	0,004	—	0,017	0,061	0,291
Суолема	0,002	0,001	—	0,041	0,256
Поропуон	0,019	0,024	0,021	—	0,140
Маят	0,051	0,056	0,050	0,022	—

лагают вторичный контакт как минимум двух генетических пулов сига разного происхождения. Становление и распространение дискретных филогенетических линий вида в Субарктике может быть связано как с эволюцией и последующим расселением географических рас сига из приледниковых рефугиумов, сохранявшихся в Евразии вдоль кромок покровных ледников в четвертичное время [17, 18], так и с колонизацией северных водоемов вселенцами южных рас вида вместе с речными стоками. Постледниковое взаимодействие независимых филогенетических линий сига, часто приводящее к возникновению гибридных популяций, описано для многих водоемов Евразии [5–9, 12, 19–31], однако в случае р. Анабар эффект от явления интрогрессивной гибридизации по аллозимным маркерам выражен слабо. Скорее наоборот: нехарактерны высокие для вида абсолютные значения генетических дистанций в пределах относительно небольшой речной системы (в том числе за счет смены доминирующих аллелей по локусам *CK-A1\** и *IDDH-2\** в проанализированных выборках), корреляция величин генетических дистанций с географическим расстоянием между выборками, зависимость значений индексов генетической изменчивости от близости/отдаленности выборок от моря, неравносность генотипических частот по некоторым полиморфным локусам в ряде выборок из низовьев реки — все это может свидетельствовать о том, что филогенетические линии сига при вторичном контакте в системе р. Анабар в значительной степени сохранили свою репродуктивную изоляцию.

Высказанное предположение находит свое подтверждение при анализе особенностей распространения двух экологических форм сига в р. Анабар: если восточносибирский сиг *C. l. pidschian natio brachymystax* Smitt встречается по всему течению реки, то ледниково-равнинный сиг *C. l. pidschian natio glacialis* Kirillov тяготеет к нижним участкам водотока, озерам и морским заливам. Логично предположить, что исследованные нами выборки сига из нижнего течения реки и Анабарского залива представляют собой смешанное стадо двух экологических форм вида, в то время как выборка из среднего течения реки (район устья р. Маят) является типичным восточносибирским сигом. Дополнительным аргументом в пользу сделанного предположения служит тот факт, что ключевые места взятия проб в нашем исследовании принципиально не отличались от мест поимки сигов, указанных в работе Н.А. Бочкарева и др., в которой была показана значительная дифференциация восточносибирского и ледниково-равнинного сигов р. Анабар по данным анализов морфологических, биологических, экологических и генетических (мтДНК) признаков [11].

Три проанализированные выборки смешанного стада сигов из эстуарной части бассейна р. Анабар (мыс Хорго, р. Суолема, р. Уэле), по-видимому, в большей пропорции были представлены ледниково-равнинными сигами, о чем свидетельствует регулярная встречаемость

в низовьях реки редких или нетипичных для восточносибирского сига из бассейна р. Маят аллелей по ряду локусов (например, *CK-A1\*a*, *G3PDH-2\*e*, *IDDH-2\*a*, *SDHP-4\*b*). Ледниково-равнинные сиги из этих выборок по своим генетическим характеристикам имеют много общего с сигами из р. Колыма и р. Индигирка (см. табл. 1), что может подразумевать их общее происхождение от филогенетической ветви сигов, ведущей свое начало из четвертичного рефугиума, предположительно существовавшего в районе Колымо-Индигирской низменности. Проникновение филогенетической линии ледниково-равнинных сигов на запад могло происходить вместе со стоком вод из восточных приледниковых водоемов или в постледниковое время по распресненным участкам арктических морей, существующим вдоль береговой линии вблизи эстуариев крупных рек.

Принимая во внимание, что у субарктических сигов широтная генетическая дивергенция, как правило, преобладает над долготной [5–7, 24], гипотетически восточносибирский сиг р. Анабар может находиться в более тесном родстве с пыжьяном из более южных областей Сибири, в частности из Байкальского региона. Доказательства этому соображению были недавно получены при исследовании выборки пыжьяна из р. Оленек ( $N = 66$ ), взятой в 400 километрах южнее выборки из р. Маят: по своим генетическим (аллозимным) параметрам пыжьяны из средних течений р. Анабар и р. Оленек оказались сравнительно однородными, в частности генетическое расстояние ( $D_N$ ) между двумя выборками составило 0,005 при индексе фиксации ( $F_{ST}$ ) 0,048 (Бочкарев, Сендек — неопубликованные данные).

Выводы нашего исследования частично основаны на анализе малочисленных выборок, поэтому потребуется их подтверждение на репрезентативном материале. Тем не менее предварительные результаты указывают на то, что наиболее вероятной причиной существенной генетической дивергенции сига в р. Анабар является заселение данного водотока независимыми филогенетическими линиями вида, которые в настоящее время представлены в ряде субарктических водоемов Якутии двумя экологическими формами — восточносибирским сигом *C. l. pidschian natio brachymystax* Smitt и ледниково-равнинным сигом *C. l. pidschian natio glacialis* Kirillov. В случае реализации любого из сценариев колонизации бассейна р. Анабар дискретными филогенетическими линиями сигов в позднечетвертичное время выявленную генетическую неоднородность номинальных экологических форм необходимо принимать во внимание при организации рыбного хозяйства и осуществлении природоохранных мероприятий в исследованном регионе. В контексте результатов филогенетических исследований сига, выполненных с применением популяционно-генетических методов, предварительные выводы нашей работы демонстрируют, что некоторые положения тра-

диционной внутривидовой таксономии обыкновенного сига не всегда эволюционно обоснованы и требуют переосмысления.

*Конфликт интересов: не заявлен.*

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Кириллов Ф.Н. Рыбы Якутии. — М.: Наука, 1972. — 360 с. [Kirillov FN. Ryby Yakutii. Moscow: Nauka; 1972. 360 p. (In Russ.)]
2. Скрябин А.Г. Сиговые рыбы юга Сибири. — Новосибирск: Наука, Сибирское отделение, 1979. — 231 с. [Skrjabin AG. Sigovye ryby yuga Sibiri. Novosibirsk: Nauka, Sibirskoe otdelenie; 1979. 231 p. (In Russ.)]
3. Решетников Ю.С. Экология и систематика сиговых рыб. — М.: Наука, 1980. — 300 с. [Reshetnikov YuS. Ekologiya i sistematika sigovykh ryb. Moscow: Nauka; 1980. 300 p. (In Russ.)]
4. Решетников Ю.С., Попова О.А., Соколов Л.И., и др. Атлас пресноводных рыб России. В 2 т. Т. 1 / Под ред. Ю.С. Решетникова. — М.: Наука, 2002. — 379 с. [Reshetnikov YuS, Popova OA, Sokolov LI, et al. Atlas of Russian Freshwater Fishes. In two vols. Vol. 1. Yu.S. Reshetnikov, editor. Moscow: Nauka; 2002. 379 p. (In Russ.)]
5. Балдина С.Н. Внутривидовая генетическая дифференциация и филогеография сигов (р. *Coregonus*) Сибири: автореф. дис. ... канд. биол. наук. — М., 2010. [Baldina SN. Intra-specie genetic differentiation and phylogeny of whitefishes (genus *Coregonus*) of Siberia. [dissertation] Moscow; 2010. (In Russ.)]
6. Sendek DS, Ivanov EV, Khodulov VV, et al. Genetic differentiation of coregonids populations in Subarctic areas. *Advances in Limnology*. 2013;64:223-246. doi: 10/1127/1612-166X2013/0064-0014.
7. Сендек Д.С., Новоселов А.П., Бознак Э.И. Генетическая дифференциация сиговых рыб в реке Печоре // Сибирский экологический журнал. — 2016. — Т. 23. — № 2. — С. 194–201. [Sendek DS, Novoselov AP, Boznak EI. Genetic differentiation of coregonid fishes in Pechora River. *Contemporary Problems of Ecology*. 2016;9(2):166-171. (In Russ.)]. doi: 10.15372/SEJ20160203.
8. Bochkarev NA, Zuykova EI, Katokhin AV. Morphology and mitochondrial DNA variation of the Siberian whitefish *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin) in the upstream water bodies of the Ob and Yenisei Rivers. *Evol Ecol*. 2011;25(3):557-572. doi: 10.1007/s10682-010-9437-7.
9. Bochkarev NA, Zuykova EI, Abramov SA, et al. Morphological, biological and mtDNA sequences variation of coregonid species from the Baunt Lake system (the Vitim River basin). *Advances in Limnology*. 2013;64:257-77. doi: 10/1127/1612-166X2013/0064-0025.
10. Кириллов А.Ф., Сивцева Л.Н., Собакина И.Г., и др. Рыбы бассейна реки Анабар: учебное пособие. — Якутск, 2011. — 34 с. [Kirillov AF, Sivtseva LN, Sobakina IG, et al. Ryby basseina reki Anabar: uchebnoe posobie. Yakutsk; 2011. P. 34. (In Russ.)]
11. Бочкарев Н.А., Зуйкова Е.И., Пестрякова Л.А., и др. Сиг-пыжьян (*Coregonus lavaretus pidschian*, COREGONIDAE) реки Анабар: морфология, биология, генетика // Сибирский экологический журнал (в печати) [Bochkarev NA, Zuykova EI, Pestryakova LA, et al. Pidschian (*Coregonus lavaretus pidschian*, COREGONIDAE) of the River Anabar: morphology, biology, genetics. *Contemporary Problems of Ecology*. (in press) (In Russian with English abstract)]
12. Sendek DS. Electrophoretic studies of Coregonid fishes from across Russia. *Advances in Limnology*. 2002;57:35-55.
13. Black WC. BIOSYS-2. A computer program for the analysis of allelic variation in genetics. IY: Colorado State University, Department of Microbiology; 1997.
14. Levene H. On a matching problem arising in genetics. *Ann Math Stat*. 1949;20:91-94. doi: 10.1214/aoms/1177730093.
15. Nei M. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. *Genetics*. 1978;89:583-590.
16. Wright S. Evolution and the genetics of populations. Chicago: University of Chicago Press. Vol. 4, Variability Within and Among Natural Populations; 1978.
17. Mangerud J, Jakobsson M, Alexanderson H, et al. Ice-dammed lakes and rerouting of the drainage of northern Eurasia during the Last Glaciation. *Quat Sci Rev*. 2004;23(11-13):1313-1332. doi: 10.1016/j.quascirev.2003.12.009.
18. Svendsen JI, Alexanderson H, Astakhov VI, et al. Late Quaternary ice sheet history of northern Eurasia. *Quat Sci Rev*. 2004;23(11-13):1229-1271. doi: 10.1016/j.quascirev.2003.12.008.
19. Ильмаст Н.В., Сендек Д.С., Титов С.Ф., и др. К вопросу о дифференциации экологических форм/подвидов сига *Coregonus lavaretus* озера Каменного // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. — 2016. — № 4 (157). — С. 42–53. <http://uchzap.petrso.ru/etn.php> [Il'mast NV, Sendek DS, Titov SF, et al. On the differentiation of the ecological forms/subspecies of the whitefish *Coregonus lavaretus* from lake Kamennoye. *Proceedings of Petrozavodsk State University*. 2016;4(157):42-53. (In Russian with English abstract)]
20. Боровикова Е.А., Махров А.А. Систематическое положение и происхождение сигов (*Coregonus*, Coregonidae, Osteichthyes) Европы. Генетический подход // Успехи современной биологии. — 2009. — Т. 129. — № 1. — С. 58–66. [Borovikova EA, Makhrov AA. Sistematischeskoe polozhenie i prois-

- khozhdzenie sigov (*Coregonus*, Coregonidae, Osteichthyes) Evropy. Geneticheskii podkhod. *Uspekhi sovremennoi biologii*. 2009;129(1):58-66. (In Russian with English abstract)]
21. Боровикова Е.А., Гордон Н.Ю., Политов Д.В. Генетическая дифференциация популяций сига бассейна Белого моря / Международная конференция «Проблемы изучения, рационального использования и охраны ресурсов Белого моря»; Октябрь 11–14, 2004; Петрозаводск. [Borovikova EA, Gordon NYu, Politov DV. Geneticheskaya differentsiatsiya populyatsii sigov basseina Belogo moray. (Conference proceedings) Mezhdunarodnaya konferentsiya “Problemy izucheniya, ratsional’nogo ispol’zovaniya i okhrany resursov Belogo morya” 2004 October 11-14; Petrozavodsk. (In Russian with English abstract)]
  22. Бочкарев Н.А., Зуйкова Е. И. Морфобиологическая и экологическая дифференциация симпатрических сига рода *Coregonus* из Телецкого озера // Зоологический журнал. — 2006. — № 8. — С. 950–958. [Bochkarev NA, Zuikova EI. Morphological, biological, and ecological differentiation of sympatric *Coregonus* species from Teletskoe Lake. *Biology Bulletin*. 2006;(8):950-958. (In Russian with English abstract)]
  23. Бочкарев Н.А., Зуйкова Е.И. Популяционная структура сига-пыжьяна (*Coregonus lavaretus pidschian*, Coregonidae) в озерах Тоджинской котловины и в верхнем течении реки Большой Енисей (Республика Тыва) // Зоологический журнал. — 2009. — Т. 88. — № 1. — С. 47–60. [Bochkarev NA, Zuikova EI. Population structure of whitefish (*Coregonus lavaretus pidschian*, Coregonidae) in the lakes of the Todzha depression and in the upper stream of the River Bol’shoi Enisei (republic of Tyva). *Zoological journal*. 2009;88(1):47-60. (In Russian with English abstract)]
  24. Сендек Д.С., Иванов Е.В. Генетическая дифференциация ледовитоморского пыжьяна из крупных рек Якутии / Международная конференция «Биология, биотехника разведения и состояние запасов сиговых рыб»; Ноябрь 27–28, 2013; Тюмень. [Sendek DS, Ivanov YeV. Genetic differentiation of Siberian pidschian of four large Yakutian rivers. (Conference proceedings) Mezhdunarodnaya konferentsiya “Biologiya, biotekhnika razvedeniya i sostoyanie zapasov sigovykh ryb” 2013 November 27–28; Tyumen’. (In Russian with English abstract)]
  25. Сендек Д.С., Новоселов А.П., Студенов И.И., и др. Филогенетические связи популяций обыкновенного сига (*Coregonus lavaretus* L.) из водоемов бассейна Белого моря // Лососевидные рыбы Восточной Фенноскандии. — Петрозаводск, 2005. — С. 135–147. [Sendek DS, Novoselov AP, Studenov II, et al. Phylogenetic affiliations of whitefish (*Coregonus lavaretus*, L.) populations from the White Sea watershed. *Salmonid fishes of Eastern Fennoscandia*. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2005; 135-147. (In Russian with English abstract)]
  26. Østbye K, Bernatchez L, Nasje TF, et al. Evolutionary history of the European whitefish *Coregonus lavaretus* (L.) species complex as inferred from mtDNA phylogeography and gill-raker numbers. *Mol Ecol*. 2005a;14:4371-87. doi: 10.1111/j.1365-294X.2005.02737.x.
  27. Østbye K, Naesje TF, Bernatchez L, et al. Morphological divergence and origin of sympatric populations of European whitefish (*Coregonus lavaretus* L.) in Lake Femund, Norway. *J Evol Biol*. 2005b;18:683-702. doi: 10.1111/j.1420-9101.2004.00844.x.
  28. Østbye K, Amundsen P-A, Bernatchez L, et al. Parallel evolution of ecomorphological traits in the European whitefish *Coregonus lavaretus* (L.) species complex during postglacial times. *Mol Ecol*. 2006;15:3983-4001. doi: 10.1111/j.1365-294X.2006.03062.x.
  29. Baldina SN, Gordon NY, Politov DV. *Coregonus ussuriensis* is closely related to Lake Baikal coregonines: mtDNA PCR-RFLP data. *Spec Issues Advances in Limnology*. 2007;60:83-89.
  30. Sendek DS. The origin of sympatric forms of European whitefish (*Coregonus lavaretus* L.) in Lake Ladoga based on comparative genetic analysis of populations in North-West Russia. *Ann Zool Fennici*. 2004;41:25-39.
  31. Sendek DS, Novoselov AP, Studenov II, et al. The origin of Coregonid fishes of the White Sea Kuloi Plateau. *Advances in Limnology*. 2012;63:209-227.

---

✉ Информация об авторах

**Дмитрий Сергеевич Сендек** — канд. биол. наук, ведущий научный сотрудник, лаб. мониторинга популяций лососевых рыб. ФГБНУ «Государственный научно-исследовательский институт озерного и речного рыбного хозяйства» (ФГБНУ «ГосНИОРХ»), Санкт-Петербург. E-mail: sendek@mail.ru.

**Евгений Васильевич Иванов** — канд. биол. наук, заведующий лабораторией, лаб. водных экосистем. ФГАОУ ВПО «Научно-исследовательский институт прикладной экологии Севера» Северо-Восточного федерального университета им. М.К. Аммосова (НИИ ПЭС СВФУ), Якутск. E-mail: xdiev@yandex.ru.

---

✉ Information about the authors

**Dmitry S. Sendek** — Senior researcher. State Research Institute of Lake and river Fishery, Monitoring of salmonid fishes populations, Saint Petersburg, Russia. E-mail: sendek@mail.ru.

**Eugenie V. Ivanov** — Head of laboratory, Laboratory of water ecosystems. Institute for Applied Ecology of North, Yakutsk, Russia. E-mail: xdiev@yandex.ru.